植 物 分 类 学 报 44 (2): 231–239(2006) doi:10.1360/aps050013
Acta Phytotaxonomica Sinica http://www.plantsystematics.com

论雌花两性花同株植物的适应意义

卢 洋 黄双全*

(武汉大学生命科学学院 武汉 430072)

Adaptive advantages of gynomonoecious species

LU Yang HUANG Shuang-Quan*

(*College of Life Sciences, Wuhan University*, Wuhan 430072, China)

Abstract Gynomonoecy is the sexual system in which individual plants have both female and hermaphrodite flowers. Compared to the other sexual systems, the adaptation and diversification of this system have been largely underappreciated. Gynomonoecious species have a diversity of floral traits and pollination systems despite that they account for only about 3% of the total species. Several hypotheses assume that the adaptive advantages of maintenance of gynomonoecy may enhance outcrossing, avoid pollen-pistil interference, permit flexible resource allocation of paternal and maternal functions, defense herbivores and increase the attractiveness to pollinators. However, the studied species were mainly restricted to the Asteraceae and a few empirical studies available rarely supported these hypotheses. Further studies are needed regarding the reproductive biology of gynomonoecious species in different groups and on different pollination systems. Such studies, together with phylogenetic studies on the groups concerned, will help us have a better understanding of the origin and evolution of gynomonoecy.

Key words Gynomonoecy, sexual systems, adaptive advantages, reproductive biology.

摘要 雌花两性花同株是植物个体上同时有雌花和两性花的性系统。与其他性系统相比，雌花两性花同株一直较少受到关注。尽管只有约3%的被子植物是雌花两性花同株的物种，但其分布广泛，具有多种多样的花部特征和传粉模式。解释雌花两性花同株物种的适应意义已有多种假说，包括促进异交、避免雌雄干扰、优化资源配置、昆虫的植食作用以及增大对传粉者的吸引力等，但证据不多，并且研究对象主要集中在菊科Asteraceae。进一步对不同类群、不同传粉模式的雌花两性花同株的物种进行繁殖生物学研究，并结合系统发育的比较研究，有助于深入理解这一性系统的起源与进化。

关键词 雌花两性花同株；性系统；适应意义；繁殖生物学

有花植物的性系统具有极大的多样性，雄花、雌花和两性花的各种组合都在被子植物中存在(Darwin, 1877; Richards, 1997；黄双全，郭友好, 2000)。尽管自林奈用植物的性器官作为分类的标准以来，植物性系统的多样性及其进化的研究受到广泛关注，但时至今日，人们仍在探寻为什么有花植物为实现成功的繁殖这一目的而进化出多样而复杂的繁殖策略。这其中的核心问题，就是要了解有花植物每一种性系统的起源及其维持的选择压力(Barrett, 2002a)。

达尔文(1877)曾试图解释植物性系统的多样性，他的观点对当今该领域的研究仍有

———————————

2005-01-26 收稿, 2005-07-05 收修改稿。

基金项目：国家自然科学基金项目(30400025)(Supported by the National Natural Science Foundation of China, Grant No. 30400025)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: sqhuang@whu.edu.cn)。

重要影响。有花植物性系统的多样性最开始被归因于促进异交的选择(Darwin, 1877; Darlington, 1958; Stebbins, 1958; Baker, 1959)。但是随着建立在遗传学基础上的植物繁育系统的研究和建立在生态学基础上的传粉生物学的结合，人们认识到有花植物的性系统的塑造受到遗传和环境两方面的影响。近交衰退、繁殖保障、花粉折损(pollen discounting)和胚珠折损(黄双全, 2004)、雌雄性功能最适的资源配置以及性别的遗传控制等被认为是植物性系统进化的主要选择机制(Darwin, 1877; Willson, 1983; Richards, 1997; Barrett, 1998, 2002a, b; 张大勇, 2004)。因为植物固着生长的特性，必须有一定的媒介使花粉成功地到达可授性的柱头以实现繁殖成功，因此，在有花植物的性系统的进化过程中其传粉系统起着非常重要的作用(Bawa & Beach, 1981)。

尽管在过去的几十年中，对植物的性系统如雌雄异株(dioecy)、雌雄同株(monoecy)、雄花两性花同株(andromonoecy)、雌花两性花异株(gynodioecy)和雄花两性花异株(androdioecy)等的适应意义取得了很大的进展，对这些性系统的研究现状已有相关论述文章发表(张大勇, 2004)，然而，对性系统为雌花两性花同株(gynomonoecy，或译为雌全同株)的研究却相对较少，目前未见对其进化意义较为全面的讨论。本文在分析雌花两性花同株植物类群的分布、生物学特性和前人工作的基础上，讨论了这一性系统可能的进化含义。同时通过对研究现状的介绍，提出了一些看法，期望引起中国学者对植物性系统研究的关注。

1 类群的分布

据Yampolsky和Yampolsky(1922)的统计，在被子植物中大约有2.8%的种类是雌花两性花同株的。Richards(1997)估计在被子植物中有3%是雌花两性花同株，并且指出大多数种类具有特化传粉特征的复杂花序，尤其在菊科Asteraceae中最为普遍。在隔离生境如岛屿中，雌花两性花同株的植物同样较少。据Carlquist(1974)对夏威夷植物区系的调查，只有3.6%的属存在这种性系统。根据我们对现有文献的统计，雌花两性花同株在中国的14个科157个属中有分布，共约有1178种(因种的处理不同，数据略有差异)；若按吴征镒(1991)和吴征镒等(2003)中国被子植物有346科3116属25000种左右计算，雌花两性花同株分别占科的4.0%、属的5.0%和种的4.7%(见附录)。其中菊科的物种最多，共有1040种，占所有雌花两性花同株物种的88.3%。其次是藜科Chenopodiaceae有37种，唇形科Labiatae有33种，石竹科Caryophyllaceae有21种。其他10个科一共有47种，仅占总数的4.0%。可以看出，雌花两性花同株植物在中国的比例略高于前人对其他地区的统计，主要原因是中国菊科物种较为丰富。

2 繁殖生物学特性

尽管雌花两性花同株的物种分布在为数不多的科中，但是这些类群有着多样的花部特征和传粉模式。例如菊科是头状花序；禾本科Gramineae、藜科和车前科Plantaginaceae是穗状花序；石竹科、败酱科Valerianaceae、木犀科Oleaceae、景天科Crassulaceae、牻牛

儿苗科Geraniaceae和唇形科是聚伞花序；天南星科Araceae是肉穗花序；马尾树科Rhoipteleaceae是葇荑花序。雄蕊先熟的雌花两性花同株物种出现在石竹科、败酱科、柳叶菜科Onagraceae、唇形科、牻牛儿苗科和菊科；雌蕊先熟的物种出现在天南星科、车前科、藜科(Bertin & Newman, 1993)和马尾树科(Zhang et al., 1994)。风媒传粉的有禾本科、车前科、藜科和马尾树科以及菊科的蒿属*Artemisia* L.，其他的为虫媒传粉。此外部分雌花两性花同株的物种是自交不亲和的，如菊科的紫菀属*Aster* L.和一枝黄花属*Solidago* L.。

雌花两性花同株的物种有一个重要的特征，即雌花和两性花的大小有差异。Müller最早注意到这种现象，他发现在雌花两性花同株或异株的植物中雌花要小于两性花，并且传粉者优先访问较大的两性花(Darwin, 1877)。对8个科的76种雌花两性花同株的植物的观察表明：雌花比两性花要小，只有石竹科的*Cerastium semidecandrum* L.和*Dianthus caesius* Sm.雌花与两性花的大小无差异，并且至今没有发现雌花大于两性花的现象(Baker, 1948; Delph, 1996)。Delph(1996)提出了3个假说来解释为什么两性花比雌花大：首先是由于花粉产生的激素导致生长发育的差异，其次是两性花要比雌花包裹更大的繁殖器官，第三是两性花需要吸引传粉者来移出花粉。第一种假说目前尚没有证据支持。从花冠的两个功能——保护繁殖器官和吸引传粉者的角度考虑，后两个假说可能是雌花小于两性花的主要原因。Collin和Shykoff(2003)在研究*Dianthus sylvestris* Wulfen雌花两性花同株与异株的混合居群的异交率时发现，雌花两性花同株个体上的两性花的异交率高于两性花的个体，雌花两性花同株的个体上雌花的异交率最低，这说明了在雌花两性花同株的个体上两性花比雌花更有吸引力。然而，在风媒传粉的雌花两性花同株的物种中同样有雌花小于两性花的现象，如*Lactoris fernandeziana* Phil.。产生这种现象的可能原因是发育上的限制(Diggle, 1997; Bernardello, 1999)，但目前还没有实验证据。

此外，菊科中自交不亲和的*Senecio squalidus* L.和自交亲和的欧洲千里光*Senecio vulgaris* L.的居群中存在具舌片(边缘雌花)和无舌片两种基因型。它们是否具有舌片由一个单基因控制(Trow, 1912)。有证据显示欧洲千里光的舌片控制基因是由*S. squalidus*通过基因渗入(introgression)获得，并且*S. squalidus*舌片的发育将抑制雄蕊的发育(Richards, 1975; Monaghan & Hull, 1976; Ingram & Taylor, 1982)。对于这种由基因调控而产生不同的性系统是否是一种进化的过渡阶段，哪一种基因型具有更高的繁殖适合度，环境因子是否具有较强的选择作用等问题的解答，目前还没有定论。但这些问题的解决将有助于我们深刻理解雌花两性花同株的起源与进化。而且，在菊科中，亲缘关系较近的雌花两性花同株和两性花在花器官发生的前期没有显著区别(Harris et al., 1991; Harris, 1995)，这也为雌花两性花同株是从两性花进化而来的观点提供了证据。

3　可能的适应意义

尽管对雌花两性花同株性系统的研究与其他性系统相比一直处于落后的状态，但是其进化起源及适应意义还是受到了植物学家的关注。因为菊科绝大部分的物种是雌花两性花同株的，并且绝大部分的雌花两性花同株的物种分布在菊科，因此一开始植物学家都是以菊科为对象探讨雌花两性花同株性系统的进化起源。菊科中雌花两性花同株大量

存在的原因有以下一些假说。

首先，对具有吸引力的边缘花的选择压力可能导致了雄蕊的败育，形成了雌花两性花同株的性系统(Bawa & Beach, 1981)。菊科植物大部分是虫媒传粉。头状花序由中央的两性花和边缘的雌花构成，并且边缘的雌花具有一般虫媒花冠所特有的作用——吸引传粉昆虫。这使得菊科植物的头状花序在功能上如同一朵花一样，并且使得整个花序在传粉过程中是一个整体单位(Mani & Saravanan, 1999)。欧洲千里光的居群中具舌片基因型整体的异交率可达到35%，而无舌片的基因型的异交率只有1%，并且具舌片基因型的两性花的异交率(9.8%)比无舌片基因型的两性花的异交率(0.7%)高得多(Marshall & Abbott, 1984a, b)。这可从雌花花间雌蕊先熟和雌花的位置关系两方面来解释具舌片的基因型比无舌片的基因型的整体异交率高，却不能解释两种基因型的两性花异交率的巨大差异。造成这种现象的原因是边缘的雌花增大了整个花序的吸引力，使得具舌片的基因型接受了更多的昆虫访问(Leppik, 1977)。此外在自交不亲和的*S. squalidus*等菊科植物中，边缘雌花显然不是作为一种异交的机制，而是在提高对传粉者吸引力的选择压力下产生的。并且雌花的发育会抑制两性花的雄蕊的发育。很明显，吸引传粉者的假说只能适用于虫媒传粉的物种，而不适于风媒传粉的雌花两性花同株植物。

其次，昆虫的植食作用可能导致了雌花两性花同株在菊科植物中的进化(Bertin & Kerwin, 1998)。有研究表明植食作用影响了某些物种性系统的进化(Muenchow, 1998; Ashman, 2002)。Burtt(1977)指出菊科头状花序为昆虫的幼虫“提供了一个丰富的食品贮藏库”。如果植食昆虫只是被花粉所吸引，但是同时会伤害胚珠，那么雌花的母本适合度将大于两性花的母本适合度。这样通过产生一部分雌花，整个植株的母本适合度将会得到提高。通过观察发现，紫菀属的两性花确实比雌花更可能被昆虫伤害，但是不能排除是由于雌花的位置或者开花时间导致了雌花较低的植食率的可能性(Bertin & Kerwin, 1998)。因此该假说还需要更多的证据支持。

此外，Lloyd(1979)提出了另外两个可能造成雌花两性花同株在菊科中进化的原因。其一是在资源一定的情况下，如果增加头状花序中两性花的数量(替代雌花)既不会增大花的开放式样(floral display)也不会增加传粉者的访问次数，因为在菊科中是整个花序而不是单个花在功能上作为一个传粉单位。其二，构成头状花序的单花都只有一个胚珠，因此雌花两性花同株可能是既增加了种子数量又不增加花粉投入的唯一途径。这样就在资源一定的情况下，既不影响父本的适合度又增大了母本的适合度，从而使植株达到最大的繁殖成功。

以上几种解释都是在以菊科特殊的花序特征和传粉方式的基础上提出的，不一定适用于其他雌花两性花同株的类群。从一般意义上讲，雌花两性花同株与其他性别分离的形式一样，根据目前的研究，有以下3种可能的机制：(1)有利于提高异交率。由于雌花不产生花粉，降低了落置在柱头上的自交花粉的比例(Bertin & Kerwin, 1998)。自交亲和的欧洲千里光的雌花的异交率确实高于两性花(Abbott & Schmitt, 1985)。而且，在菊科中如果传粉昆虫的运动方式是由外向内，那么边缘的雌花由于被访花的传粉者优先访问其异交率就会增大(Willson, 1983)。对雌花两性花同株来说，在花间雌蕊先熟的物种中尤其有利(Ornduff, 1966; Lloyd, 1972; Burtt, 1977; Willson, 1983; Abbott & Schmitt, 1985)。但是，

在雌花和两性花都是单独的传粉单位的物种中，由于两性花大于雌花而可能被传粉者优先访问；在这种情况下，由于雌花位置而提高异交率的优势并不存在。例如对*Dianthus sylvestris*的研究中发现在雌花两性花同株的植株上反而是两性花的异交率较高，原因就是由于两者都是单独的传粉单位且两性花比雌花大而更有吸引力(Collin & Shykoff, 2003)。在自交不亲和的物种中，不管是雌花还是两性花都是异交的，因此在这些物种中促进异交不是雌花两性花同株进化的主要选择压力。另外有些类群雌花是不结实的，如在菊科的金光菊属*Rudbeckia* L.、滨菊属*Leucanthemum* Mill.、鞘冠菊属*Coleostephus* Cass.和扁芒菊属*Waldheimia* Karel. & Kiril.，对这些物种来说提高雌花的异交率也不是主要的选择压力。(2)避免雌雄性功能的相互干扰。近年来，越来越多的证据表明植物的性在时间和空间上的分离不是由于促进异交的选择，而是避免性干扰(sexual interference)和提高传粉的精确性的选择所致(Lloyd & Webb, 1986; Bertin & Newman, 1993; Barrett, 1998, 2002a, b)。通过比较北美紫菀属和一枝黄花属异交授粉的成功率和自体授粉后再进行异交授粉的成功率，发现自身花粉确实干扰了外源花粉的正常结实，但并不是所有的物种都是如此(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)。性干扰同样适用于自交不亲和的植物，因为自身花粉即使不能成功结实也能通过堵塞柱头表面等方式干扰外来花粉的繁殖成功。(3)最适的资源配置，即可以把资源灵活地分配到雌性功能与雄性功能。雌花两性花同株与雌雄同株和雄花两性花同株等性系统一样，由于同一个体可以产生两种类型的花，所以植株可以根据环境条件或内在因素(如年龄、植株大小、生理状态等)的不同而调节雌雄性功能资源投资的比例(Charnov & Bull, 1977; Willson, 1983; Bertin & Kerwin, 1998)。这个假说的前提条件是雌性功能的适合度是受资源限制的，而雄性功能的适合度是受花粉输出限制的，也就是说当有更多的可利用资源时，雌性功能将加强(Ghiselin, 1974; Lloyd, 1980)。植物可通过多种模式来调节资源配置：环境条件(包括光照、营养和水分等)的不同、植株大小的不同、花在植株上所处位置的不同以及在花期的不同阶段植株两种类型的花(雌花和两性花)的比例将可能不同(Bertin & Kerwin, 1998)。但是通过对北美紫菀属16个物种和一枝黄花属6个物种的野外调查和温室栽培实验，却未能发现支持以上任何一种模式的明显证据(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)。因为大的个体或生长条件较好的个体雌花比例并没有增加；并且不管是在野外还是在温室，头状花序在植株上的不同位置与雌花的比例也没有一定的关系。而且以资源为基础的性表达模式与雌花比例的变化趋势并没有一致性，例如在开花的早期雌性功能并没有更多的资源投入。尽管少数几个物种的植株在不同的光照和营养条件下雌花与两性花的比例有显著差异，但是没有前后一致的相关性结果。但是，雌花的数量并不能完全代表雌性功能的总投入，还应该包括种子成熟所需的资源投入。另外，植物还可以通过改变单花花粉粒的数量和大小以及结实率来调节雌性功能和雄性功能的资源配置。因此仅从两种类型花的比例的一致，不能排除植株通过其他方式调节资源配置。

4　展望

尽管近年来对雌花两性花同株的研究引起了少数学者的重视(Bertin & Kerwin, 1998; Bertin & Gwisc, 2002)，但是主要研究集中在菊科，目前对菊科以外的雌花两性花同株性

系统知之甚少。雌花两性花同株的适应意义与选择压力的假说也只在菊科少数几个属中有部分支持证据，目前还没有令人信服的证据阐明该性系统的进化意义。尽管从形态上来看是雌花两性花同株的，但是其繁殖生物学却可能不同。例如，根据已有的报道马尾树 *Rhoiptelea chiliantha* Diels & Hand.-Mazz.雌花不结实(Zhang et al., 1994)，如果确实是这样，那么现在所有的假说都难以解释这个风媒传粉的物种为何要产生雌花。同样在虫媒传粉的物种中，如金光菊属等雌花是不结实的，因此从功能上来说这些物种是两性花的。在这种性系统中，雌花的存在意义是什么并不是很清楚。此外在菊科中如杯菊属 *Cyathocline* Cass.、刺冠菊属*Calotis* R. Brown、球菊属*Epaltes* Cass.等很多属中两性花是不结实的，从功能上来说，它们是雌雄同株的。因此从单一的、特殊的花部特征和传粉模式来考察雌花两性花同株的适应意义将是片面的，需要对不同类群、不同传粉模式的雌花两性花同株的物种进行繁殖生物学研究，才能对该性系统获得较为全面的认识。

另一方面，从研究性系统多样性与进化的途径看，开展雌花两性花同株植物与两性花植物、雌雄同株或雌花两性花异株的比较研究，将有助于认识维持雌花两性花同株的选择动力。然而，至今还没有人从这个有效阐明性多态维持机制的途径来研究雌花两性花同株。研究性分化的另一条途径是运用系统发育的方法。将来的研究若能结合系统发育的分析，对近缘的类群(同科或同属)的物种(如自交不亲和的*S. squalidus*和自交亲和的欧洲千里光)开展比较生物学研究，将有助于我们深入理解雌花两性花同株的起源与进化。

致谢 感谢中国科学院植物研究所陈之端先生对本研究提供有益的建议；本室研究生孙士国、唐璐璐、予茜等给予有益的讨论。

参 考 文 献

Abbott R J, Schmitt J. 1985. Effect of environment on percentage female ray florets per capitulum and outcrossing potential in a self-compatible composite (*Senecio vulgaris* L. var. *hibernicus* Syme). New Phytologist 101: 219–229.

Ashman T L. 2002. The role of herbivores in the evolution of separate sexes from hermaphroditism. Ecology 83: 1175–1184.

Baker H G. 1948. Corolla-size in gynodioecious and gynomonoecious species of flowering plants. Proceedings of the Leeds Philosophical and Literary Society (Scientific Section) 5: 136–139.

Baker H G. 1959. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 24: 177–191.

Barrett S C H. 1998. The evolution of mating strategies in flowering plants. Trends in Plant Science 3: 335–341.

Barrett S C H. 2002a. The evolution of plant sexual diversity. Nature Reviews Genetics 3: 274–284.

Barrett S C H. 2002b. Sexual interference of the floral kind. Heredity 88: 154–159.

Bawa K, Beach J. 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. Annals of the Missouri Botanical Garden 68: 254–274.

Bernardello C. 1999. Reproductive biology of *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae). American Journal of Botany 86: 829–840.

Bertin R I, Gwisc G M. 2002. Floral sex ratios and gynomonoecy in *Solidago* (Asteraceae). Biological Journal of the Linnean Society 77: 413–422.

Bertin R I, Kerwin M A. 1998. Floral sex ratios and gynomonoecy in *Aster* (Asteraceae). American Journal of Botany 85: 235–244.

Bertin R I, Newman C M. 1993. Dichogamy in angiosperms. The Botanical Review 59: 112–152.

Burtt B L. 1977. Aspects of diversification in the capitulum. In: Heywood V H, Harbone J B, Turner B L eds.

The Biology and Chemistry of the Compositae. London: Academic Press. 1: 41–59.
Carlquist S. 1974. Island Biology. New York: Columbia University Press.
Charnov E L, Bull J. 1977. When is sex environmentally determined? Nature 266: 828–830.
Collin C L, Shykoff J A. 2003. Outcrossing rates in the gynomonoecious-gynodioecious species *Dianthus sylvestris* (Caryophyllaceae). American Journal of Botany 90: 579–585.
Darlington C D. 1958. The Evolution of Genetic Systems. London: Oliver and Boyd.
Darwin C. 1877. The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species. London: John Murray.
Delph L F. 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. In: Lloyd D G, Barrett S C H eds. Floral Biology. New York: Chapman and Hall. 217–237.
Diggle P K. 1997. Ontogenetic contingency and floral morphology: the effect of architecture and resource limitation. International Journal of Plant Science 158 (suppl.): 99–107.
Ghiselin M T. 1974. The Economy of Nature and the Evolution of Sex. Berkeley: University of California Press.
Harris E M. 1995. Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: A synthesis of historical and current concepts. The Botanical Review 61: 93–278.
Harris E M, Tucker S C, Urbatsch L E. 1991. Floral initiation and early development in *Erigeron philadelphicus* L. (Asteraceae: Astereae). American Journal of Botany 78: 108–121.
Huang S-Q (黄双全). 2004. On several scientific terms in pollination biology and their Chinese translation. Acta Phytotaxonomica Sinica (植物分类学报) 42: 284–288.
Huang S-Q (黄双全), Guo Y-H (郭友好). 2000. New advances in pollination biology. Chinese Science Bulletin (科学通报) 45: 225–237.
Ingram R, Taylor L. 1982. The genetic control of a non-radiate condition in *Senecio squalidus* L. and some observations on the role of ray florets in the Compositae. New Phytologist 91: 749–756.
Leppik E E. 1977. The evolution of capitulum types of the Compositae in the light of insect-flower interaction. In: Heywood V H, Harbone J B, Turner B L eds. The Biology and Chemistry of the Compositae. London: Academic Press. 1: 61–89.
Lloyd D G. 1972. Breeding systems in *Cotula* L. (Compositae, Anthemideae) I. The array of monoclinous and diclinous systems. New Phytologist 71: 1181–1194.
Lloyd D G. 1979. Parental strategies in angiosperms. New Zealand Journal of Botany 17: 595–606.
Lloyd D G. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. New Phytologist 86: 69–79.
Lloyd D G, Webb C J. 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigma in angiosperms I. Dichogamy. New Zealand Journal of Botany 24: 135–162.
Mani M S, Saravanan J M. 1999. Pollination Ecology and Evolution in Compositae (Asteraceae). New Hampshire: Science Publishers.
Marshall D F, Abbott R J. 1984a. Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in *Senecio vulgaris* L. II. Confirmation. Heredity 52: 331–336.
Marshall D F, Abbott R J. 1984b. Polymorphism for outcrossing frequency at the ray floret locus in *Senecio vulgaris* L. III. Causes. Heredity 53: 145–149.
Monaghan J L, Hull P. 1976. Differences in vegetative characteristics among four populations of *Senecio vulgaris* L. possibly due to interspecific hybridization. Annals of Botany 40: 125–128.
Muenchow G E. 1998. Subandrodioecy and male fitness in *Sagittaria lancifolia* subsp. *lancifolia* (Alismataceae). American Journal of Botany 85: 513–520.
Ornduff R. 1966. A biosystematic survey of the goldfield genus *Lasthenia* (Compositae: Helenieae). University of California Publications in Botany 40: 1–92.
Richards A J. 1975. The inheritance and behaviour of rayed gene complex in *Senecio vulgaris*. Heredity 34: 95–104.
Richards A J. 1997. Plant Breeding Systems. London: Chapman and Hall.
Stebbins G L. 1958. Longevity, habitat and the release of genetic variability in higher plants. Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology 23: 365–378.
Trow A H. 1912. On the inheritance of certain characters in the common groundsel—*Senecio vulgaris*—and its segregates. Journal of Genetics 2: 239–276.
Willson M F. 1983. Plant Reproductive Ecology. New York: John Wiley and Sons.
WU Z-Y (吴征镒). 1991. The areal-types of Chinese genera of seed plants. Acta Botanica Yunnanica (云南植物研究) Supplement IV: 1–139.
Wu Z-Y (吴征镒), Lu A-M (路安民), Tang Y-C (汤彦承), Chen Z-D (陈之端), Li D-Z (李德铢). 2003. The

Families and Genera of Angiosperms in China: A Comprehensive Analysis. Beijing: Science Press.

Yampolsky C, Yampolsky H. 1922. Distribution of sex forms in the phanerogamic flora. Bibliotheca Genetica 3: 1–62.

Zhang D-Y (张大勇). 2004. Plant Life-History Evolution and Reproductive Ecology (植物生活史进化与繁殖生态学). Beijing: Science Press.

Zhang Z-Y, Lu A-M, Wen J. 1994. Embryology of *Rhoiptelea chiliantha* (Rhoipteleaceae) and its systematic relationship. Cathaya 6: 57–66.

附录　雌花两性花同株在中国被子植物中的分布

Appendix The distribution of gynomonoecy in angiosperms from China

分类群 Taxon	种数 No. of species
禾本科 Gramineae	
小丽草属 *Coelachne* R. Br.	3
天南星科 Araceae	
麒麟尾属 *Epipremnum* Schott.	3
崖角藤属 *Rhaphidophora* Hassk.	9
马尾树科 Rhoipteleaceae	
马尾树属 *Rhoiptelea* Diels & Hand.-Mazz.	1
藜科 Chenopodiaceae	
刺藜属 *Dysphania* R. Br.	3
盐节木属 *Halocnemum* Bieb.	3
盐千屈菜属 *Halopeplis* Bunge ex Ung.-Sternb.	1
盐爪爪属 *Kalidium* Moq.	5
棉藜属 *Kirilowia* Bunge.	1
地肤属 *Kochia* Roth	7
绒藜属 *Londesia* Fisch. & Mey.	1
兜藜属 *Panderia* Fisch. & Mey.	1
盐角草属 *Salicornia* L.	1
碱蓬属 *Suaeda* Forsk. ex Scop.	14
石竹科 Caryophyllaceae	
麦仙翁属 *Agrostemma* L.	1
蚤缀属 *Arenaria* L.	1
卷耳属 *Cerastium* L.	1
石竹属 *Dianthus* L.	2
剪秋罗属 *Lychnis* L.	2
高山漆姑草属 *Minuartia* L.	1
漆姑草属 *Sagina* L.	1
蝇子草属 *Silene* L.	6
牛漆姑草属 *Spergularia* (Pers.) J. & C. Presl.	2
繁缕属 *Stellaria* L.	4
景天科 Crassulaceae	
八宝属 *Hylotelephium* H. Ohba	2
景天属 *Sedum* L.	1
牻牛儿苗科 Geraniaceae	
牻牛儿苗属 *Erodium* L’ Herit.	1
老鹳草属 *Geranium* L.	10
柳叶菜科 Onagraceae	
倒挂金钟属 *Fuchsia* L.	1
木犀科 Oleaceae	
木犀榄属 *Olea* L.	2
木犀属 *Osmanthus* Lour.	3
丁香属 *Syringa* L.	1
花荵科 Polemoniaceae	
花荵属 *Polemonium* L.	2
唇形科 Lamiaceae	
新风轮属 *Calamintha* Mill.	4
青兰属 *Dracocephalum* L.	2
活血丹属 *Glechoma* L.	7
神香草属 *Hyssopus* L.	1
地笋属 *Lycopus* L.	1
蜜蜂花属 *Melissa* L.	2
薄荷属 *Mentha* L.	6
荆芥属 *Nepeta* L.	2
牛至属 *Origanum* L.	1
夏枯草属 *Prunella* L.	2
鼠尾草属 *Salvia* L.	3
水苏属 *Stachys* L.	1
百里香属 *Thymus* L.	1
车前草科 Plantaginaceae	
车前草属 *Plantago* L.	4
败酱科 Valerianaceae	
缬草属 *Valeriana* L.	4
菊科 Asteraceae	
刺苞果属 *Acanthospermum* Schrank.	1
蓍属 *Achillea* L.	10
腺梗菜属 *Adenocaulon* Hook.	1
亚菊属 *Ajania* Poljakov	28
画笔菊属 *Ajaniopsis* Shih.	1
香青属 *Anaphalis* DC.	1
山黄菊属 *Anisopappus* Hook. & Arn.	1
春黄菊属 *Anthemis* L.	3
莎菀属 *Arctogeron* DC.	1
木筒蒿属 *Argyranthemum* Webb ex Sch.-Bip.	1
蒿属 *Artemisia* L.	186
紫菀属 *Aster* L.	92
紫菀木属 *Asterothamnus* Novopokr.	5
雏菊属 *Bellis* L.	1
异芒菊属 *Blainvillea* Cass.	1

附录(续)　**Appendix** (continued)

分类群 Taxon	种数 No. of species	分类群 Taxon	种数 No. of species
艾纳香属 *Blumea* DC.	30	岩菊属 *Krylovia* Schischk.	2
拟艾脑属 *Blumeopsis* Gagnep.	1	瓶头菊属 *Lagenophora* Cass.	1
短舌菊属 *Brachanthemum* DC.	2	六棱菊属 *Laggera* Sch.-Bip.	3
短星菊属 *Brachyactis* Ledeb.	4	滨菊属 *Leucanthemum* Mill.	1
牛眼菊属 *Buphthalmum* L.	1	橐吾属 *Ligularia* Cass.	111
金盏花属 *Calendula* L.	1	母菊属 *Matricaria* L.	2
翠菊属 *Callistephus* Cass.	7	小舌菊属 *Microglossa* DC.	1
刺冠菊属 *Calotis* R. Br.	1	齿冠草属 *Myriactis* Less.	5
天门精属 *Carpesium* L.	17	羽叶千里光属 *Nemosenecio* (Kitam.) B. Nord.	5
葶菊属 *Cavea* W. W. Smith & J. Small	1	栉叶蒿属 *Neopallasia* (Pall.) Poljark.	1
石胡荽属 *Centipeda* Lour.	1	太行菊属 *Opisthopappus* Shih	2
果香菊属 *Chamaemelum* Mill.	1	银胶菊属 *Parthenium* L.	2
茼蒿属 *Chrysanthemum* L.	3	苇谷草属 *Pentanema* Cass.	3
鞘冠菊属 *Coleostephus* Cass.	1	瓜叶菊属 *Pericallis* D. Don	1
假莲属 *Conyza* Less.	10	蜂斗菜属 *Petasites* Mill.	6
金鸡菊属 *Coreopsis* L.	3	棉毛草属 *Phagnalon* Cass.	1
山芫荽属 *Cotula* L.	2	阔苞菊属 *Pluchea* Cass.	3
垂头菊属 *Cremanthodium* Benth.	64	寒莲属 *Psychrogeton* Boiss.	2
蕲艾属 *Crossostephium* Less.	1	蚤草属 *Pulicaria* Gaertn.	6
杯菊属 *Cyathocline* Cass.	1	小黄菊属 *Pyrethrum* Zinn.	16
大丽花属 *Dahlia* Cav.	1	秋分草属 *Rhynchospermum* Reinw.	1
菊属 *Dendranthema* (DC.) Des Moul.	17	金光菊属 *Rudbeckia* L.	2
鱼眼草属 *Dichrocephala* L' Herit. ex DC.	3	千里光属 *Senecio* L.	63
东风菜属 *Doellingeria* Nees.	2	虾须草属 *Sheareria* S. Moore	1
多榔菊属 *Doronicum* L.	4	豨莶属 *Siegesbeckia* L.	3
鳢肠属 *Eclipta* L.	1	华蟹甲草属 *Sinacalia* H. Rob. & Brettell	4
沼菊属 *Enydra* Lour.	1	蒲儿根属 *Sinosenecio* B. Nord.	35
鹅不食草属 *Epaltes* Cass.	2	一枝黄花属 *Solidago* L.	4
菊芹属 *Erechtites* Raf.	2	裸柱菊属 *Soliva* Ruiz & Pav.	1
飞蓬属 *Erigeron* L.	35	戴星草属 *Sphaeranthus* L.	3
大吴风草属 *Farfugium* Lindl.	1	金钮扣属 *Spilanthes* Jacq.	2
絮菊属 *Filago* L.	2	合苞菊属 *Symphyllocarpus* Maxim.	1
线叶菊属 *Filifolium* Kitamura	1	金腰箭属 *Synedrella* Gaertn.	1
复芒菊属 *Formania* W. W. Sm. & J. Small	1	合耳菊属 *Synotis* (C. B. Clarke) C. Jeffrey & Y. L. Chen	43
天人菊属 *Gaillardia* Foug.	2		
牛膝菊属 *Galinsoga* Ruiz & Pav.	2	万寿菊属 *Tagetes* L.	2
大丁草属 *Gerbera* Cass.	20	菊蒿属 *Tanacetum* L.	6
香茹属 *Glossogyne* Cass.	1	狗舌草属 *Tephroseris* (Rchb.) Rchb.	14
鼠麴草属 *Gnaphalium* L.	20	歧伞菊属 *Thespis* DC.	1
田基黄属 *Grangea* Adans.	1	肿柄菊属 *Tithonia* Desf. ex Juss.	1
裸菀属 *Gymnaster* Kitamura	3	羽芒菊属 *Tridax* L.	1
蜡菊属 *Helichrysum* Mill.	3	三肋果属 *Tripleurospermum* Sch. -Bip.	5
狗娃花属 *Heteropappus* Less.	12	碱菀属 *Tripolium* Nees	1
异裂菊属 *Heteroplexis* Chang	2	女菀属 *Turczaninovia* DC.	1
旋覆花属 *Inula* L.	21	款冬属 *Tussilago* L.	1
马兰属 *Kalimeris* Cass.	7	扁芒菊属 *Waldheimia* Karel. & Kiril.	8
花花紫属 *Karelinia* Less.	1	蟛蜞菊属 *Wedelia* Jacq.	5
喀什菊属 *Kaschgaria* Poljark.	2	百日菊属 *Zinnia* L.	1